

Domestication et transferts d'espèces

Introductions et transferts d'espèces de poissons d'eau douce

Jérôme Lazard¹
Christian Levêque²

¹ Cirad
UR Aquaculture et gestion
des ressources aquatiques
TA B-20/01
Avenue Agropolis
34398 Montpellier cedex 5
France
<jerome.lazard@cirad.fr>

² IRD-MNHN
43, rue Cuvier
75005 Paris
<cleveque@mnhn.fr>

Résumé

L'introduction et le transfert d'espèces de poissons entre continents et au sein de ceux-ci sont des pratiques qui remontent à l'antiquité et qui ont connu un développement considérable au ^{xx}^e siècle. Les principales motivations de ces introductions sont l'amélioration de la production de la pêche et le développement de la pisciculture. Tous les continents ont fait l'objet de telles introductions ; les cas de l'Afrique et l'Asie sont plus particulièrement étudiés dans cet article. En Afrique, l'introduction d'espèces exotiques n'a pas significativement contribué à dynamiser le développement d'une filière aquacole demeurée à un très faible niveau de production, d'autant que la biodiversité des espèces de poissons autochtones est élevée. En Asie, en revanche, la production aquacole est fondée pour l'essentiel sur les carpes chinoises, les carpes indiennes et la carpe commune, largement transférées hors de leur aire d'origine. L'introduction, en même temps que ces espèces, du paquet technologique les concernant, a sans doute largement contribué au délaissement des ressources aquacoles autochtones, qui, elles, exigent un long travail de domestication. Les tilapias, originaires d'Afrique et produits principalement en Asie, constituent l'exemple remarquable d'une domestication et d'une production aquacole *ex situ* dont l'existence d'un marché international contribuera, certainement, à soutenir la progression. L'analyse de ces introductions à des fins aquacoles fait ressortir un impact écologique globalement faible et, en revanche, un bilan socio-économique largement bénéfique.

Mots clés : aquaculture ; contexte socio-économique ; domestication ; impact sur l'environnement ; introduction d'animaux ; poisson d'eau douce.

Thèmes : pêche et aquaculture ; productions animales ; ressources naturelles et environnement.

Abstract

Introductions and transfers of fresh water fish species

Since earliest Antiquity, fish have been introduced and transferred between and within continents. This practice was greatly developed during the 20th century with the primary aim of improving fishing production and fish farming development. Fish have been introduced on every continent. This paper focuses mainly on the African and Asian continents. In Africa, introducing exotic fish species has not significantly contributed to promoting the aquaculture area, the production level of which has remained very low. This is all the more true since the biodiversity of indigenous species is high. In Asia, aquaculture production is based mainly on Chinese, Indian, and the common carps. These types of fish have often been collected and transferred from their native habitats. They have been favoured to indigenous aquaculture species most certainly due to the fact that the associated technological package has been easily implemented. Tilapias, originating in Africa but mainly produced in Asia, are an exceptional example of *ex-situ* domestication and aquaculture production. The international market will most certainly contribute to their development. Analysing these introductions for aquaculture purposes shows that their global adverse ecological impact is practically non-existent and, inversely, that the socio-economic balance is positive.

Key words: animal introduction; aquaculture; domestication; environmental impact; freshwater fishes; socioeconomic environment.

Subjects: animal productions; fishing and aquaculture; natural resources and environment.

Tirés à part : J. Lazard

L' introduction d'espèces allochtones de poissons dans les eaux douces est une pratique courante et ancienne dans la plupart des régions du monde. Il s'agit, le plus souvent, d'améliorer la production piscicole en introduisant des espèces utiles pour l'homme. Les premières introductions délibérées n'ont, la plupart du temps, pas été enregistrées, mais on peut penser qu'il y a eu des transferts d'espèces européennes et asiatiques d'un bassin hydrographique à un autre depuis l'antiquité. Ainsi, la carpe commune (*Cyprinus carpio*) a été transférée progressivement, dès le début de l'ère chrétienne, depuis les bassins de la mer Noire et de la mer Caspienne qui constituent son aire d'origine, vers la Grèce et l'Italie, puis s'est répandue dans toute l'Europe à l'époque médiévale en raison du développement de la pisciculture dans les monastères (Balon, 2004). Elle a ensuite, aux XVIII^e et XIX^e siècles, été introduite en Afrique du Sud et en Amérique du Nord. Nous sommes dans le cas typique d'une espèce qui avait une distribution naturelle modeste à l'origine, mais qui est maintenant naturalisée dans de nombreuses régions du monde. On ne peut exclure la possibilité que d'autres espèces aquatiques, dont des poissons, aient voyagé avec les carpes, ainsi le brochet (*Esox lucius*) aurait été introduit en Irlande aux XIII^e et XIV^e siècles.

Le nombre d'espèces de poissons introduites dans les eaux européennes est assez considérable : au moins 277 espèces ont été recensées (Cowx, 1997) et la FAO estimait, en 2006, à 5 612 le nombre total de transferts et d'introductions d'organismes aquatiques effectués dans le monde (FAO/DIAS, 2007). En outre, De Silva et

al. (2006) estiment que 12 % de la production aquacole asiatique sont imputables à des espèces introduites (42 % si l'on ne prend pas la Chine en compte).

Dans cet article, le choix a été fait de traiter des introductions (*encadré 1*) d'espèces de poissons de façon générale et de focaliser les études de cas sur les introductions liées à la pisciculture.

Pourquoi introduire de nouvelles espèces de poissons ?

Améliorer la production de la pêche

L'introduction d'espèces pour améliorer la production de la pêche en eau douce est une pratique courante dans de nombreux pays. On recherche en priorité des espèces susceptibles de bien s'adapter aux conditions du milieu récepteur et de se développer en abondance pour alimenter les pêcheries artisanales ou industrielles.

Pour les gestionnaires des pêches, ces introductions peuvent être un moyen d'enrichir des milieux pauvres en espèces, du fait de leur histoire géologique. C'est le cas, par exemple, pour les lacs nord-européens qui se sont formés avec le retrait des glaciers lors du dernier réchauffement climatique (Hesthagen et Sandlund, 2004). C'est aussi le cas pour des milieux artificiels de création récente. En milieu tropical, plusieurs espèces de tilapias ont ainsi été introduites dans de nombreux réservoirs. En Côte-d'Ivoire, l'intro-

duction de *O. niloticus* et de *Heterotis niloticus* dans les deux principaux lacs de barrage de Kossou et de Buyo a fait passer la contribution pondérale des tilapias aux captures de 50 à 80 %, de 1974 à 1987, dans le premier et de 21 à 64 % dans le second, entre 1982 et 1988, pendant que *H. niloticus* passait de 0 à 16 % des captures totales durant la même période dans ce second lac (Lazard, 1990).

L'introduction d'espèces a également été pratiquée pour pallier l'épuisement de stocks autochtones soumis à une pêche trop intensive. C'est pour cette raison que la perche du Nil, *Lates niloticus*, ainsi que diverses espèces de tilapias ont été introduites dans le lac Victoria dans les années 1950 (Lévêque et Paugy, 2006).

Activités de loisir

Une des motivations principales des introductions de nombreuses espèces de poissons a été également de développer la pêche sportive. C'est ainsi que le *black-bass* et la truite arc-en-ciel ont été introduits en Europe ou en Afrique du Sud. Une espèce européenne, la truite commune (*Salmo trutta*), a également conquis l'ensemble du monde à une époque récente (Baglinière et Maisse, 1991). Du fait des grandes capacités d'adaptation de l'espèce, une bonne partie de ces introductions a parfaitement réussi dans les milieux présentant des conditions écologiques similaires à celles de l'aire d'origine.

Une conséquence, parfois sous-estimée de la pêche sportive, est le transport et le lâcher de petits poissons et d'invertébrés servant d'appâts. La vandoise (*Leuciscus leuciscus*) aurait ainsi été introduite

Encadré 1 Un peu de sémantique

Il existe une certaine confusion dans l'utilisation de quelques termes. Nous proposerons donc d'utiliser le terme **introduction** pour désigner les espèces qui sont intentionnellement ou accidentellement transportées et introduites par l'homme dans un milieu qui est en dehors de l'aire de distribution naturelle de cette espèce. Les **transferts** (ou translocations) correspondent, quant à eux, aux transports volontaires ou accidentels d'individus d'une espèce, dans d'autres localités de l'aire de distribution naturelle de l'espèce. Les génomes de ces individus transférés peuvent présenter des différences par rapport à ceux de la population autochtone, entraînant une modification dans les flux géniques.

Les espèces sont dites **indigènes**, **natives** ou **autochtones**, lorsqu'elles sont originaires de l'aire considérée. Elles sont **introduites**, **exotiques** ou **allochtones** lorsqu'elles sont originaires d'une autre aire de répartition. Une espèce **cryptogénique** est une espèce dont on ne sait pas si elle est ou non introduite.

L'**acclimatation** est l'adaptation d'un spécimen à des conditions nouvelles. L'acclimatation ne se traduit pas automatiquement par l'installation d'une population, car la reproduction n'est pas pour autant assurée. On parle de **naturalisation** lorsqu'une population de l'espèce introduite se développe dans le milieu naturel, c'est-à-dire qu'elle y vit et s'y reproduit.

en Irlande comme poisson d'amorce (Welcomme, 1988). Il n'est pas rare, également, que des espèces soient déversées accidentellement en mélange avec les espèces cibles (gardon et brème par exemple).

Parmi les activités de loisir, on peut également mentionner le marché des espèces ornementales qui est à l'origine du transfert de centaines d'espèces d'un continent à un autre. Certes, toutes ces espèces ne se naturalisent pas, car elles ne sont pas relâchées systématiquement dans le milieu naturel, et celles qui le sont ne trouvent pas nécessairement les conditions écologiques qui leur conviennent. Mais il existe un exemple célèbre qui est celui du cyprin doré (*Carassius auratus*), originaire de Chine, et qui a maintenant une large distribution géographique. D'autre part, des individus d'espèces ornementales, échappés accidentellement ou relâchés par des aquariophiles, sont régulièrement signalés dans les cours d'eau.

Lutte biologique et biomanipulations

De nombreuses espèces ont été introduites dans le monde à des fins de lutte biologique : les guppys et les gambusies sont utilisés dans la lutte contre les moustiques. On a également envisagé d'utiliser le Cichlide *Astatoreochromis alluaudi* pour lutter contre les Gastéropodes vecteurs de la bilharziose (Slooteweg, 1989). Les poissons peuvent être utilisés en ingénierie écologique pour éliminer d'autres espèces animales ou végétales ou modifier le fonctionnement du milieu aquatique. En Europe, la carpe chinoise (*Ctenopharyngodon idella*) et la carpe argentée (*Hypophthalmichthys molitrix*) ont connu un certain succès pour lutter contre la végétation aquatique et les blooms algaux. Dans les expériences de biomanipulation des chaînes trophiques, il est souvent fait appel à des espèces se nourrissant de phytoplancton.

Pisciculture

L'élevage de poissons en milieu contrôlé, des systèmes extensifs aux plus intensifs, est une activité qui connaît, depuis trois décennies, un développement spectaculaire. L'analyse des statistiques sur les introductions d'espèces aquatiques (FAO/DIAS : *Database on Introductions of Aquatic Species* de la Food and Agriculture Organization) révèle que l'aquaculture est celle qui est le plus souvent citée

comme raison d'introduction d'espèces piscicoles et que les institutions gouvernementales sont responsables d'un nombre supérieur d'introductions à toute autre instance (du moins de celles qui sont déclarées).

L'introduction d'espèces pour l'aquaculture est très largement pratiquée dans le monde et l'on peut affirmer que beaucoup de ces introductions en captivité se soldent à terme par la naturalisation des espèces introduites dans le milieu naturel. Ainsi, des inondations catastrophiques ont provoqué, en décembre 1999, dans la région bordelaise, la destruction de bassins de pisciculture contenant de l'esturgeon sibérien (*Acipenser baeri*). Des milliers d'individus de cette espèce se sont dispersés dans le bassin de la Garonne où son « cousin », *Acipenser sturio*, est, par ailleurs, menacé de disparition. Cet exemple est loin d'être anecdotique et constitue plutôt la règle, de telle sorte que des dizaines d'espèces aquatiques exotiques ont ainsi été naturalisées « accidentellement » un peu partout dans le monde.

Quelles sont les conséquences écologiques des introductions de poissons ?

De manière générale, les introductions d'espèces sont dénoncées par les conservacionnistes comme une des causes principales de l'érosion de la biodiversité. Elles peuvent avoir un impact sur la faune aquatique autochtone dont elles se nourrissent et/ou modifier les chaînes trophiques. Cependant, on manque assez souvent d'études précises sur ces impacts supposés (Lévêque, 2007). Dans un article de synthèse récent, De Silva *et al.* (2006) soulignent, par exemple, l'absence d'étude, sur le long terme, consacrée aux impacts des espèces aquatiques exotiques en Asie. Cette lacune a souvent pour effet, d'imputer à ces espèces, la détérioration de l'environnement.

La question ne peut d'ailleurs être abordée sans tenir compte de l'histoire des milieux aquatiques concernés (Lévêque, 2000). Ainsi, les systèmes aquatiques nord tempérés, qui ont subi régulièrement les cycles glaciaires, sont des éco-

systèmes jeunes, qui se sont formés après la dernière glaciation, pauvres en espèces, et sans endémiques. Les peuplements se sont reconstitués de manière aléatoire, au gré des communications conjoncturelles entre bassins qui ont permis aux poissons de se déplacer. Dans de tels systèmes, les introductions d'espèces enrichissent la diversité locale, sans causer de réels problèmes aux espèces déjà en place. Ainsi, il y a plus d'un tiers d'espèces introduites dans les rivières françaises sans que l'on ait signalé de disparitions dues à ces introductions. Dans des milieux plus anciens, en revanche, comme le lac Baïkal ou les lacs d'Afrique de l'Est qui existent depuis des millions d'années, la faune ichtyologique a coévolué, pour donner des peuplements beaucoup plus diversifiés, riches en endémiques. Dans ces peuplements organisés, l'apport d'espèces exotiques peut avoir des effets plus drastiques. Encore faut-il tenir compte d'autres facteurs. Ainsi a-t-on beaucoup parlé de l'impact de la perche du Nil (*L. niloticus*) sur les populations de Cichlidés endémiques du lac Victoria. Sans nier cet impact, on sait néanmoins que les problèmes du lac Victoria sont également la pollution et l'eutrophisation, des phénomènes initiés dès avant l'introduction de la perche du Nil et qui modifient sensiblement le fonctionnement écologique du lac. Sans compter que d'autres espèces, comme *O. niloticus*, ont également été introduites, et que les stocks de poissons du lac Victoria sont régulièrement surexploités. Une incidence indirecte des introductions concerne, néanmoins, l'extension des maladies parasitaires. Il y a divers exemples où des populations autochtones ont souffert de l'introduction concomitante de maladies ou de parasites. Ce phénomène s'est avéré particulièrement aigu dans le cas d'*Anguillicola crassus*, parasite de l'anguille (*Anguilla anguilla*), aujourd'hui très répandu en Europe.

De manière générale, pour les poissons des eaux continentales, les modifications de l'habitat liées aux aménagements des cours d'eau, ainsi que les pollutions et l'eutrophisation, se révèlent bien plus importantes que les introductions d'autres espèces pour expliquer l'érosion de la biodiversité.

Le *tableau 1* (FAO/DIAS, 2007 ; FishBase, 2007) indique que la plupart des introductions d'espèces ont été sans effet écologique constaté, et que les impacts socio-économiques auraient été le plus souvent bénéfiques. Cependant, malgré son grand

Tableau 1. Impacts des introductions de poissons sur l'environnement écologique (et socio-économique) par motif d'introduction.

Table 1. Effects of introduced fish on ecological (and socio-economic) environments by reason for the introduction.

Impact	Pêche	Aquaculture	Aquariologie	Contrôle biologique	Inconnu	Autres ^a
Négatif	36 (2)	78 (8)	17 (5)	23 (9)	13 (0)	40 (12)
Bénéfique	16 (87)	52 (283)	11 (42)	11 (19)	3 (10)	6 (15)
Inconnu	28 (16)	76 (49)	9 (9)	8 (2)	21 (3)	
Nul	196 (299)	949 (815)	169 (150)	106 (122)	459	283 (328)

Les chiffres correspondent au nombre d'observations (source : FAO/DIAS, 2007 ; FishBase, 2007).

^a « Autres » inclut : accidents, appât, poisson-fourrage, recherche, occupation d'une niche.

intérêt, ce tableau largement diffusé n'est pas accompagné de la méthodologie qui a permis de dégager ces conclusions. On ne peut donc pas vérifier leur pertinence. Le débat reste donc en partie ouvert.

Études de cas

Les études de cas présentées ici correspondent à des situations bien documentées et/ou auxquelles les auteurs ont personnellement participé. Elles traitent de situations représentatives des motivations ayant présidé aux introductions à des fins aquacoles et des analyses qui en sont faites.

Afrique

En considérant les 212 introductions d'espèces d'eau douce effectuées en Afrique à des fins d'aquaculture, parmi un total de 478 correspondant également aux objectifs d'amélioration de l'activité de pêche (commerciale et sportive) par une complémentation des peuplements naturels, et de lutte biologique, seules 33 (16 %) ont permis le développement d'une activité aquacole (> 10 t/an) (Brummett, 2000). De ces 33, 10 (30 %) concernent la carpe commune en provenance d'Asie et d'Europe et 7 (21 %) le tilapia du Nil provenant d'autres pays africains. Le cas de la Zambie est remarquable dans la mesure où 39 introductions n'ont résulté que dans le développement de l'aquaculture de deux espèces, la carpe commune et le tilapia du Nil (Thys van den Audenaerde, 1994) avec des productions contrastées : 45 t pour la première, 2 900 t pour la seconde et 2 000 t pour l'espèce autochtone, *Oreochromis andersonii* en 2005 (FAO/FIGIS, 2007). En ter-

mes de tonnage produit, deux pays (Égypte et Madagascar) se partagent 85 % de la production annuelle africaine totale de carpe commune, la principale espèce exotique produite sur le continent africain. Cependant, la production de carpes en Égypte décroît d'année en année du fait de la réduction des subventions de l'État pour cette filière et de la préférence des consommateurs pour l'espèce de tilapia locale, le tilapia du Nil.

Les espèces exotiques introduites en Afrique n'ont pas atteint leur but de stimuler le développement d'une filière de production aquacole. C'est en grande partie lié au fait que le choix de l'espèce ne constitue pas le principal frein au développement de ce secteur sur le continent africain. Globalement, l'Afrique abrite une biodiversité d'espèces de poissons d'eau douce largement suffisante pour soutenir un développement aquacole, tout à fait comparable à celle qu'abrite l'Asie (3 200 et 3 000 respectivement). Mais, contrairement à l'Asie, plus de 90 % des pisciculteurs africains sont des opérateurs artisans sans véritable technicité, d'où la nécessité de disposer d'espèces d'élevage faciles à gérer. L'utilisation d'espèces autochtones ou naturalisées constitue, dans ce contexte, un avantage comparatif sur des espèces exotiques, notamment pour l'approvisionnement en géniteurs et en alevins.

Un cas d'école est constitué par l'introduction de la carpe herbivore en Côte-d'Ivoire. Devant la difficulté de développer, à grande échelle, une pisciculture semi-intensive périurbaine par des paysans riziculteurs du fait de la forte pression foncière et de la concurrence avec d'autres productions animales pour l'utilisation des sous-produits agricoles, des tentatives de développement d'une pisciculture extensive, à faible niveau d'intrants en milieu rural,

furent menées (Glasser *et al.*, 1998). C'est ce modèle qui est aujourd'hui (du moins jusqu'aux événements politiques survenus dans le pays en 2002) le plus dynamique avec l'installation, entre 1996 et 2000, de 360 pisciculteurs dans le centre-ouest de la Côte-d'Ivoire (APDRA-CI, 2001). Cette pisciculture est basée sur la mise en œuvre d'une polyculture principalement constituée de quatre espèces autochtones ou naturalisées : *O. niloticus*, *Hemichromis fasciatus*, *H. niloticus* et *Heterobranchius isopterus*, respectivement phytoplanctonophage, ichtyophage (assurant le contrôle de la reproduction « anarchique » du tilapia), zooplanctonophage et omnivore. Manque dans cette polyculture une espèce herbivore/macrophytophage pour valoriser, d'une part, les macrophytes qui envahissent les parties les moins profondes des étangs de barrage et qui constituent une impasse trophique, et d'autre part, la biomasse considérable de végétaux qui se développent dans les bas-fonds. Parmi les espèces autochtones identifiées comme herbivores (*Distichodus rostratus*, *Citharinus* sp. et dans une moindre mesure *Labeo coubie* qui est plutôt considéré comme un limivore se nourrissant de péiphyton), aucune n'a révélé de potentiel à l'élevage aquacole (mortalité élevée en étangs, incapacité à contrôler la végétation envahissante). Dans ce contexte, la décision fut prise d'introduire, en 1994, un stock d'alevins de carpe herbivore ou carpe amour, *idella*. Les résultats obtenus en élevage extensif furent tout à fait éloquentes (rendements compris entre 0,4 et 1 t/ha par an, équivalents aux rendements cumulés des tilapias et *Heterotis*). L'absence de reproduction naturelle sous ce climat (qui limite les risques de naturalisation de l'espèce) oblige à avoir recours à l'induction hormonale, obtenue avec succès (Glasser, 2003). Reste maintenant à imaginer un modèle d'écloserie adapté à ce contexte et qui permette d'approvisionner les piscicultures en alevins.

Asie

En Asie, plus de 50 espèces introduites dans l'un ou l'autre pays sont couramment élevées. Cependant, seul un nombre réduit d'entre elles a un impact significatif sur la production, et il ne sera question, ici, que d'espèces dont la production excède 20 000 t/an.

Laos

La pisciculture, dans ce pays enclavé, est dominée par la production de tilapias et

de carpe commune suivie par la production de carpes chinoises et indiennes. La production totale (78 000 t en 2005) est composée à 90 % d'espèces exotiques, la seule espèce autochtone donnant lieu à de l'élevage étant le « silver barb » (*Barbus gonionotus*). Trente pour cent des poissons commercialisés sur les marchés laotiens proviennent d'élevages en étangs, et leur composition spécifique révèle une proportion de 0,4-7,1 % d'espèces autochtones (Bush, 2003). Les espèces exotiques d'élevage représenteraient ainsi plus d'un quart du total des poissons consommés au Laos. Depuis la fin des années 1990, le Laos a mis en place, dans le cadre régional du MRC (*Mekong River Commission*), un programme de recherche sur la domestication d'espèces autochtones d'intérêt aquacole du Mékong. Parmi les espèces principales faisant l'objet de travaux expérimentaux, on trouve trois espèces présentant à la fois des aptitudes à l'aquaculture et un bon niveau d'appréciation par les consommateurs : *Cirrhinus microlepis*, *Pangasius krempfi* et *Hemibagrus wyckioïdes*, respectivement microphytophage, omnivore végétarien et carnivore/ichthyophage (Cacot et Phengarouni, 2005).

Chine

La Chine n'est pas seulement le pays le plus peuplé, mais également le plus gros producteur aquacole mondial (70 %) et celui où la consommation individuelle de produits aquatiques est l'une des plus élevées. Pour faire face à cette demande, dans un contexte de stagnation des ressources halieutiques, toutes les formes d'aquaculture se sont développées depuis le début des années 1980 dans ce pays, notamment dans le sens de l'intensification des facteurs de production (Yiangliang, 2001 ; Li, 2002), stimulée par la mise en place de politiques publiques allant dans ce sens. La Chine fait exception en Asie par sa faible dépendance vis-à-vis des espèces exotiques pour sa production aquacole, l'espèce principale introduite en termes de contribution au tonnage produit étant le tilapia. La Chine est dotée d'une diversité de la faune piscicole qui compte parmi ses espèces, celles ayant les meilleures croissances, un régime alimentaire basé sur une chaîne alimentaire courte et dont la reproduction artificielle est maintenant parfaitement maîtrisée et largement diffusée. La diversification des espèces d'élevage en eau douce se fait aujourd'hui en valorisant des espèces à forte valeur ajoutée

telles que le poisson mandarin, les crevettes et crabes d'eau douce, les tortues à coquille souple et l'anguille, autochtones pour la plupart.

Thaïlande

L'aquaculture thaïlandaise s'est focalisée depuis 15 ans sur l'aquaculture de crevettes *Penaeus*, plaçant ce pays, jusqu'à récemment, au premier rang des producteurs dans le monde (au second rang derrière la Chine à partir de 2005 avec 370 000 t). Cette focalisation a rejeté au second rang des préoccupations la pisciculture d'eau douce, dominée par la production d'espèces introduites, en particulier le tilapia du Nil suivi par le poisson-chat hybride (*Clarias gariepinus* × *Clarias macrocephalus*) qui présente la croissance élevée du premier, originaire d'Afrique, et la qualité de chair du second, autochtone d'Asie. Des quantités limitées de carpes communes, de carpes chinoises et indiennes ainsi que des hybrides de tilapias sont également produits et, au total, les espèces exotiques comptent pour 67 % de la production globale de la pisciculture d'eau douce du pays (De Silva *et al.*, 2006).

Vietnam

Le Vietnam compte deux principales régions d'aquaculture, le delta du fleuve Rouge au nord et le delta du Mékong au sud. Le second, qui représente entre 65 et 70 % de la production aquacole vietnamienne ces dix dernières années, abrite l'élevage des deux principales espèces en quantité et en valeur : la crevette *Penaeus vanamei* et le poisson-chat du Mékong *Pangasianodon hypophthalmus*, la première exotique, la seconde autochtone. Largement dominée par l'élevage d'espèces exotiques (carpe commune, carpes chinoises et indiennes, tilapias, *Clarias* hybrides), l'aquaculture vietnamienne constitue un exemple emblématique par le choix fait, dans les années 1990, par ses responsables et ses opérateurs, de baser son développement sur l'élevage d'espèces autochtones. L'élevage de poissons-chats du Mékong se heurtait à l'absence de maîtrise de leur reproduction en captivité, obligeant les aquaculteurs à s'approvisionner en alevins et en juvéniles dans le milieu naturel. Cette situation était à ce point pénalisante pour le développement de la filière que les opérateurs vietnamiens envisageaient d'introduire des espèces exotiques de poissons-chats dont le cycle d'élevage était maîtrisé (silure glane, *channel catfish*). C'est dans le cadre d'un projet de

recherche franco-vietnamien associant deux instituts français (Cirad et IRD), deux universités (UAF et UCT) et une entreprise semi-privée (Agifish) vietnamiennes que fut obtenue la première reproduction en captivité de l'une des deux espèces et fiabilisée la reproduction de l'autre (Cacot *et al.*, 2002 ; Cacot et Lazard, 2004). Dès ce résultat obtenu, la production s'est développée de façon exponentielle pour atteindre 1 000 000 t en 2007 (Lazard *et al.*, 2007).

Impacts liés à ces introductions

Beverton (1992), dans sa revue globale des introductions d'espèces aquatiques, concluait que la majorité des espèces introduites avaient démontré soit qu'elles n'étaient pas viables, soit qu'elles étaient sans impact écologique. Une petite proportion d'entre elles s'est révélée bénéfique et quelques-unes, de nature invasive ou prédatrice, ont eu des effets destructeurs sur la faune autochtone.

Impacts d'ordre sanitaire

Quelques exemples d'introductions de parasites métazoaires, lors de transferts intracontinentaux d'espèces, ont été rapportés en Asie à l'époque des premiers développements de l'aquaculture dans les années 1960. Par exemple, le vers Cestode *Botriocephalus goukonensis* fut introduit au Sri Lanka en même temps que les carpes chinoises (Fernando et Furtado, 1963). Récemment, l'attention s'est portée sur l'introduction de virus et de bactéries en même temps que les transferts aquacoles. Le plus récent concerne le transfert du *Koi herpes virus* (KHV) en Indonésie, probablement à partir de Hong Kong avec des effets destructeurs sur l'aquaculture de carpes (Bondad-Reantaso, 2004).

Impacts d'ordre écologique

Aucune introduction, inter- ou intracontinentale en Asie, à des fins d'aquaculture, n'a causé d'impact lié à la prédation comparable aux conséquences de l'introduction de la perche du Nil dans le lac Victoria. Cependant, l'étude de l'impact sur les espèces autochtones des multiples introductions des diverses espèces de tilapias en Asie a donné lieu à diverses controverses. En particulier, le plus cité des effets défavorables causés par les tilapias en Asie est celui de la quasi-disparition d'un petit gobiidé endémique, *Mistichthys luzonensis* (Smith) du lac Buhî aux Philippines (Soliman, 1994). Une meilleure gestion des pêches dans ce lac,

entreprise récemment, a permis à cette espèce d'initier un retour à la place qu'elle occupait (De Silva *et al.*, 2004).

Une étude de l'impact de l'introduction des tilapias dans la région Asie-Pacifique n'a pas révélé d'impact négatif majeur sur la biodiversité, directement ou indirectement. Cependant, il est admis que la dégradation généralisée des habitats aquatiques serait susceptible de conférer aux deux espèces de tilapias (*O. niloticus* et *O. mossambicus*) le statut d'espèce invasive (De Silva *et al.*, 2005).

Impacts d'ordre génétique

Senanan *et al.* (2004) ont démontré, sur la base d'études biochimiques (allozymes) et moléculaires (microsatellites) que l'introgression de gènes du poisson-chat africain *Clarias gariepinus* dans le génome du poisson-chat autochtone *C. macrocephalus* était intervenue au sein de quatre populations naturelles et de deux populations d'élevage en Thaïlande. L'introgression au sein de 12 populations naturelles de *C. macrocephalus* – neuf du bassin de la Chaophraya, une du bassin du Mékong et deux du Sud de la Thaïlande et d'un stock d'écloserie – a également été rapportée par Na-Nakorn *et al.* (2004). Toutes ces observations mettent en évidence le fait que le pool de gènes de l'espèce autochtone *C. macrocephalus* est « dilué » par ceux d'espèces exotiques, et que si aucune mesure n'est prise, celle-ci sera contaminée, suite à une succession de *backcross* avec l'hybride, qui est l'« espèce » préférée des éleveurs thaïlandais (Na-Nakorn, 2004). Une situation comparable a été observée au Bangladesh avec l'utilisation de l'hybride *C. batrachus* × *C. gariepinus* pour l'aquaculture.

Les pratiques croissantes de la pisciculture extensive en plans d'eau (*culture-based fisheries*) en Asie, avec utilisation d'espèces exotiques (tilapias, carpe commune, carpes chinoises et indiennes), induisent une probabilité d'échappement dans le milieu naturel bien supérieure à la pratique de la pisciculture conventionnelle. En Thaïlande, l'utilisation de stocks domestiqués de *silver barb*, *Barbodes gonionotus*, bien qu'espèce autochtone, a provoqué une détérioration de la diversité génétique des populations naturelles (Kamonrat, 1996).

Impacts sur la production d'espèces autochtones

Parmi les dangers liés à l'introduction d'espèces exotiques figure la place prééminente prise par celles-ci au détriment

des espèces autochtones. Un exemple est offert par la pêcherie du lac de barrage de Gobhindasagar en Inde où les carpes argentées, échappées d'élevages en cages, ont progressivement remplacé l'espèce indigène, la carpe indienne *Catla catla*, plus prisée par les consommateurs indiens (Sugunan, 1995). Un autre exemple est fourni par le lac de barrage Kapti au Bangladesh où les échappées de tilapia du Nil élevé en cages ont été responsables du déclin des captures de carpes indiennes dans le réservoir (Haldar *et al.*, 2002). La solution de facilité procurée par l'omniprésence d'espèces exotiques (carpes, tilapias, etc.) et l'accès à leurs technologies d'élevage détourne l'attention des institutions responsables de la recherche et du développement en aquaculture d'investissements dans la domestication des espèces autochtones.

Impacts commerciaux

Si dans le passé les espèces introduites étaient essentiellement destinées au marché local, la situation a radicalement changé avec le tilapia du Nil qui est exporté en quantités croissantes vers les États-Unis et l'Europe. Les tilapias représentent 70 % des importations américai-

nes de poisson d'eau douce et 80 % proviennent de pays asiatiques. Par ailleurs, la réputation de « poissons du pauvre » de certaines espèces introduites (tilapias, carpes) est désormais dépassée. Aux Philippines, par exemple, le tilapia du Nil est devenu un poisson extrêmement prisé en même temps qu'un outil de développement (Lazard, 2007), et en Indonésie, deux espèces d'eau douce parmi les préférées des consommateurs sont des espèces exotiques, le tilapia du Nil et la carpe commune.

Conclusion

L'expérience de siècles d'introductions et de transferts de poissons à travers le monde révèle un bilan globalement positif, si l'analyse est faite d'un double point de vue, écologique et socio-économique. Les introductions réalisées à des fins d'aquaculture l'ont souvent été, au moins autant, pour le paquet technologique lié à l'espèce que pour l'espèce elle-même, permettant ainsi d'« économiser » les années nécessaires à la domestication d'espèces

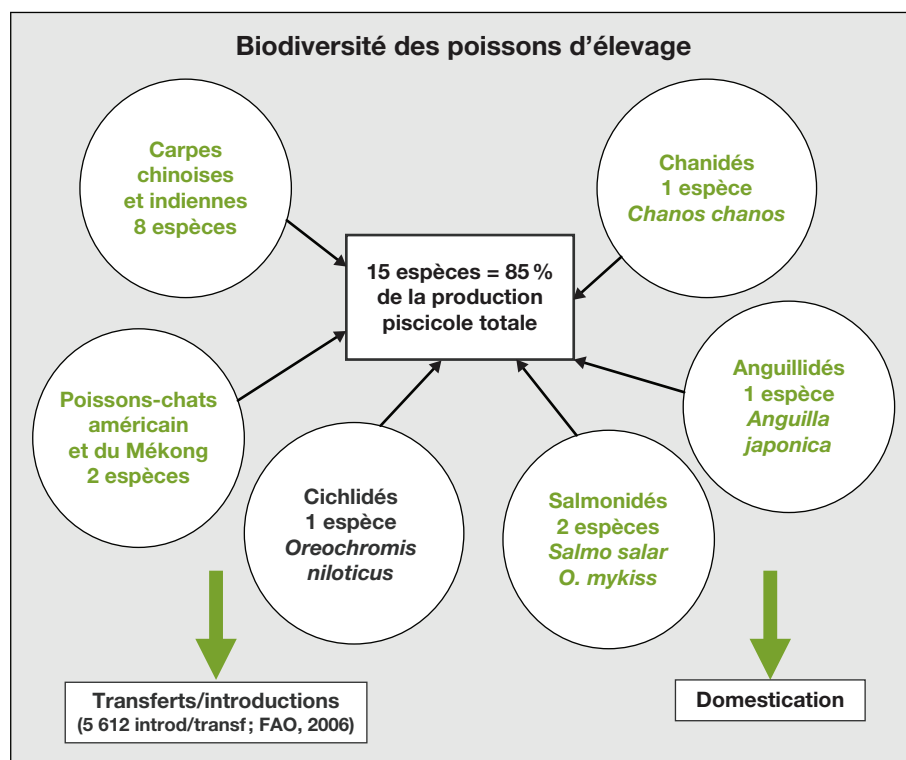


Figure 1. Principales espèces de poissons utilisées en aquaculture en 2005 (FAO/FIGIS, 2007).

Figure 1. Top aquaculture fish species as of 2005 (FAO/FIGIS, 2007).

autochtones. Cela explique sans doute le fait qu'en 2005, 85 % de la production aquacole mondiale étaient constitués par 15 espèces de poissons sur les 30 000 recensées (figure 1). La question des introductions se pose aujourd'hui sous un jour nouveau, celui de la préoccupation croissante vis-à-vis de la protection de la biodiversité qui tendrait à privilégier la valorisation aquacole des espèces indigènes. Mais, d'un autre côté, les travaux de recherche, de plus en plus focalisés sur le génome, ont tendance à se concentrer sur quelques espèces modèles faisant l'objet des élevages les plus développés. Un équilibre sera à trouver dans les prochaines années entre ces deux tendances, sinon antagonistes, du moins difficiles à concilier dans un environnement donné, en réservant les introductions à des situations qui les justifient pleinement (absence d'espèce d'intérêt aquacole, niche trophique vacante, etc.). ■

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier les trois experts anonymes qui ont accepté d'évaluer cet article et contribué à en améliorer notablement le contenu.

Références

- APDRA-CI. *Rapport d'activités 2000*. Massy (France) : APDRAF, 2001.
- Baglinière JL, Maisse G. *La truite : biologie et écologie*. Paris : Inra éditions, 1991.
- Balon EK. About the oldest domesticates among fishes. *J Fish Biol* 2004 ; 65 (Supplement A) : 1-27.
- Beverton RJH. Fish resources; threats and protection. *Netherlands J Zool* 1992 ; 42 : 139-75.
- Bondad-Reantaso MG. Trans-boundary aquatic animal diseases: focus on Koi herpes virus (KHV). *Aquac Asia* 2004 ; 9 : 24-8.
- Brummett RE. *Indigenous species for African aquaculture development*. Paper presented to the World Aquaculture Society Annual Meeting, 1-5 May 2000.
- Bush S. *Comparing what matters with what is done: fisheries and aquaculture in the Lao PDR*. Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Phnom Penh (Cambodia): MRC, 2003.
- Cacot P, Legendre M, Dan TQ, et al. Induced ovulation of *Pangasius bocourti* (Sauvage, 1880) with a progressive hCG treatment. *Aquaculture* 2002 ; 213 : 199-206.
- Cacot P, Lazard J. Domestication d'espèces de poissons-chats du Mékong de la famille des Pangasiidae. *Inra Prod Anim* 2004 ; 17 : 195-8.
- Cacot P, Phengarouni L. Artificial reproduction of the carp *Cirrhinus microlepis* performed in the South of Laos by using LHRHa implant. In : Burnhill T, ed. *Proceedings of 7th Technical Symposium on Mekong Fisheries, Ubon Ratchathani (Thailand)*. Vientiane (Lao PDR) : MRC, 2005.
- Cowx IG. L'introduction d'espèces de poissons dans les eaux douces européennes : succès économiques ou désastres écologiques ? *Bull Fr Pêche Piscic* 1997 ; 344/345 : 57-77.
- De Silva SS, Subasinghe RP, Bartley DM, Lowther A. *Tilapias as exotics in the Asia-Pacific: a review*. Fisheries Technical Paper, n° 453. Rome (Italie) : FAO, 2004.
- De Silva SS, Phillips MJ, Nguyen TTT. *Tilapias are alien to Asia: are they friend or foe?* International Workshop on "Building capacity to combat impacts of aquatic invasive alien species and associated trans-boundary pathogens". Penang (Malaysia): Network of Aquaculture Centers in Asia, 2005.
- De Silva SS, Nguyen TTT, Abern NW, Amarasinghe US. An evaluation of the role and impacts of alien finfish in Asian inland aquaculture. *Aquac Res* 2006 ; 37 : 1-17.
- FAO/DIAS (Database on introductions of aquatic species). <http://www.fao.org/fishery/topic/14786> (version 10/2007), 2007.
- FAO/FIGIS. Fisheries Global Information System www.fao.org/figis/servlet/ (version 10/2007), 2007.
- FishBase; Froese R, Pauly D, ed. *FishBase*. World wide web electronic publication. www.fishbase.org (version 10/2007), 2007.
- Fernando CH, Furtado JL. A study of some helminth parasites of freshwater fishes of Ceylon. *Zoologisch Parasitkde* 1963 ; 23 : 141-63.
- Glasser F. *L'influence des facteurs externes sur la reproduction de la carpe herbivore (Ctenopharyngodon idella) en zone tropicale : une approche descriptive et expérimentale*. Thèse de doctorat, université Rennes-I (France), 2003.
- Glasser F, Oswald M, Ble C, Coulibaly M. *Mise en valeur des bas-fonds ivoiriens par l'aménagement de petits barrages à vocation piscicole*. Actes du 6^e Atelier régional du Consortium Bas-Fonds. Bouaké (Côte-d'Ivoire) : CBF, 1998.
- Haldar GC, Ahmed KK, Alamgir M, Akhter JN, Rahaman MK. Fish and fisheries of Kapati Lake, Bangladesh. In : Cowx IG, ed. *Management and ecology of lake and reservoir fisheries*. Oxford (Royaume-Uni) : Blackwell Publishing, 2002.
- Hesthagen T, Sandlund OT. Fish distribution in a mountain area in south-eastern Norway: human introductions overrule natural immigration. *Hydrobiologia* 2004 ; 521 : 49-59.
- Kamonrat W. *Spatial genetic structure of Thai Silver Barb Puntius gonionotus (Bleeker) population in Thailand*. PhD thesis, Halifax Dalhousie University (Canada), 1996.
- Lazard J. Transferts de poissons et développement de la production piscicole. Exemple de trois pays d'Afrique subsaharienne. *Rev Hydrobiol Trop* 1990 ; 23 : 251-65.
- Lazard J. Aquaculture et espèces introduites : exemple de la domestication *ex situ* des tilapias. *Cah Agric* 2007 ; 16 : 123-4. Doi : 10.1684/agr.2007.0085
- Lazard J, Hung LT, Cacot P. *La filière « panga » (poisson-chat du Mékong) au Viêt-nam : les déterminants d'une (ré)évolution aquacole*. Premières Journées « Recherche Filière Piscicole », Paris, 3-4 juillet 2007. Paris : ITAVI ; Inra, 2007 (cédérom).
- Lévêque C. L'histoire des milieux modèle les espèces. *Recherche (Numéro spécial Biodiversité)* 2000 ; 333 : 57.
- Lévêque C. Faut-il avoir peur des introductions d'espèces ? *Cah Agric* 2007 ; 16 : 119-20. Doi : 10.1684/agr.2007.0086
- Lévêque C, Paugy D. Le paradoxe de Darwin. *Recherche* 2006 ; 402 : 48-51.
- Li SF. Aquaculture research and its relation to development in China. In : Zhang LX, Liu J, Li SF, Yang NS, Gardiner PR, eds. *Agricultural development and the opportunities for aquatic resources research in China*. Penang (Malaysia) : WorldFish Center, 2002.
- Na-Nakorn U. A perspective of breeding and genetics of walking catfish in Thailand. *Aquac Asia* 2004 ; 9 : 23-8.
- Na-Nakorn U, Kamonrat W, Ngamsiri T. Genetic diversity of walking catfish, *Clarias macrocephalus*, in Thailand and evidence of genetic introgression from introduced farmed *C. gariepinus*. *Aquaculture* 2004 ; 240 : 145-63.
- Senanan W, Kapuscinski AR, Na-Nakorn U, Miller L. Genetic impacts of hybrid catfish farming (*Clarias macrocephalus* × *C. gariepinus*) on native catfish populations in central Thailand. *Aquaculture* 2004 ; 27 : 65-9.
- Slootweg R. Proposed introduction of *Astatoreochromis alluaudi*, an East African mollusc-crushing cichlid, as a means of snail control. *Ann Mus R Afr Centrale Sci Zool* 1989 ; 257 : 61-4.
- Soliman VS. Conservation and management of Lake Manapao (Philippines), a « sinarapan » (*Mystichthys luzonensis*) sanctuary: status, problems and solutions. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung Limnologie* 1994 ; 24 : 279-83.
- Sugunan VV. *Reservoir fisheries of India*. Fisheries Technical Paper, n° 345. Rome : FAO, 1995.
- Thys van den Audenaerde DFE. *Introduction of aquatic species into Zambian waters, and their importance for aquaculture and fisheries*. ALCOM Field Document 24. Rome : FAO, 1994.
- Welcomme R. *International introductions of inland aquatic species*. Fish Tech Pap n° 294. Rome : FAO, 1988.
- Yiangliang W. China P.R.: a review of national aquaculture development. In : Subasinghe RP, Bueno P, Phillips MJ, Hough C, McGladdery SE, Arthur JR, eds. *Aquaculture in the Third Millennium*. Technical Proceedings of the Conference on Aquaculture in the Third Millennium. Bangkok (Thailand) ; Rome (Italy) : NACA/FAO, 2001.